Revue suisse Zool.	Tome 91	Fasc. 3	p. 699-708	Genève, septembre 1984

Verteilung des roten Zahnschmelzes im Gebiss der Soricidae (Mammalia, Insectivora)

von

Peter VOGEL *

Mit 7 Abbildungen

ABSTRACT

Distribution of red enamel on the teeth of Soricidae (Mammalia, Insectovira). — The distribution of red, iron-containing enamel in the teeth of shrews (Soricidae) was investigated by optical and scanning electron microscopy in order to determine its function. Transverse and longitudinal sections of crania with mandibles in occlusion demonstrate that the red enamel in molars is restricted to corresponding wear facets (lingual side of upper molars, buccal side of lower molars). The projecting, scissor-like cutting edges produced by wear are composed of iron-containing enamel which wears away more slowly than adjacent white enamel. Therefore, this red enamel must be more resistant to abrasion and serves to prolong the usefullness of cutting edges. Finally, two alternative hypotheses are proposed to explain the secondary loss of the red, iron-bearing enamel in members of the Soricidae which lack this material.

EINLEITUNG

Der rote Zahnschmelz, der manchen Spitzmausarten eigen ist, wirft mannigfaltige Fragen auf: Welche chemische Substanz verursacht die Färbung, was ist seine funktionelle Bedeutung und welches seine taxonomische Relevanz?

Roter Zahnschmelz wird nach SCHMIDT (1958, 1966) durch Eisenverbindungen erzeugt und kommt bei vielen Wirbeltieren vor, so im Durodentin mancher Knochenfische, in den Zahnspitzen verschiedener Urodelen, im apikalen Bereich der Giftzähne

---

* Institut de zoologie et d'écologie animale, Université de Lausanne, CH-1015 Lausanne, Schweiz.

Poster vorgelegt an der Jahresversammlung der SZG in Bern, 11.—12. März 1983.

von Schlangen und schliesslich bei Säugern sehr auffällig im Schmelz vieler Nagerincisiven. Nach Miles (1963) und Schmidt (1969) erklärt sich das rote Zahnpigment der Spitzmäuse auf gleiche Weise. Der Eisennachweis wurde durch Lunt & Noble (1975) für *Sorex minutus*, sowie durch Dötsch & v. Koenigswald (1978) für *Sorex araneus*, *Neomys fodiens* und *Blarina brevicauda* erbracht.

Die wissenschaftlich abgesicherte funktionelle Deutung des eisenhaltigen Schmelzes bei Spitzmäusen steht noch aus. Dötsch & v. Koenigswald (1978) vermeiden in ihrer Arbeit eine funktionelle Hypothese. In Anlehnung an die Situation bei Nagerincisiven

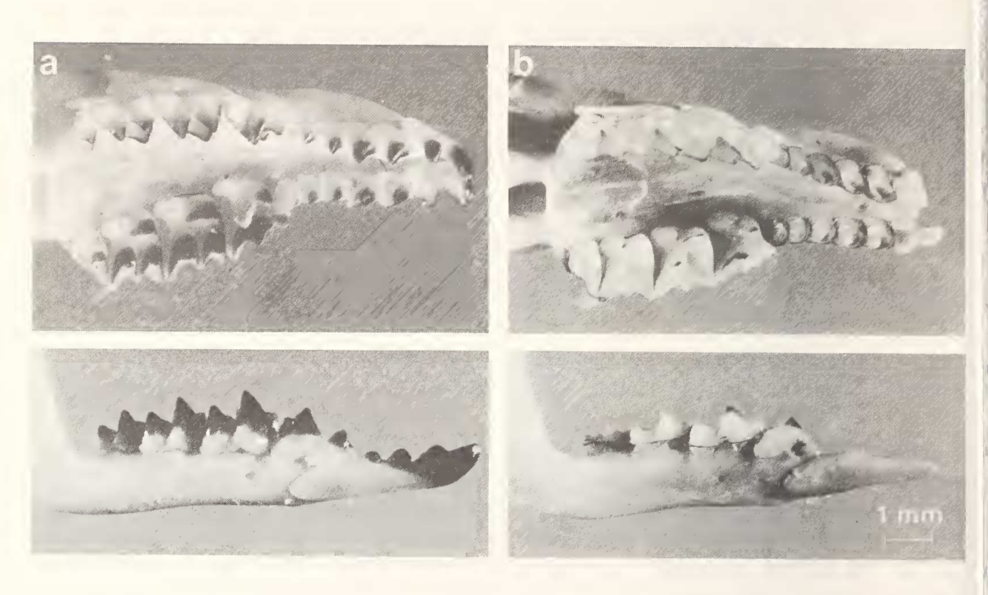


Abb. 1.

Oberkiefer (von schräg unten) und Unterkiefer (Lateralansicht) von *Sorex coronatus*.
a) Sehr junges Tier, b) sehr altes Tier mit fortgeschrittener Abnutzung
und abgebrochenem oberen Inzisivus.

vermutete ich eine Resistenzerhöhung gegen Abrasion (Vogel 1980). Dötsch (1982) steht dieser Interpretation skeptisch gegenüber und hält, nach umfangreichen Studien am Kauapparat der Spitzmäuse, die roten *Sorex*-Zähne für weniger resistent als die weissen *Crocidura*-Zähne. Sie weist darauf hin (p. 443), dass gerade die roten Teile sehr stark der Abrasion zum Opfer fallen, weshalb der Eisengehalt in abgekauten Gebissen sehr stark abnimmt (siehe auch Dötsch & v. Koenigswald 1978). Abb. 1 zeigt diesen drastischen Abrasioneffekt.

Diese widersprüchlichen Hypothesen und Beobachtungen verlangen im Prinzip eine Abklärung durch vergleichende Messungen der Schmelzresistenz gegen Abrasion an roten und weissen Spitzmauszähnen. Da wegen der technologischen Probleme bei einem so kleinen Objekt Resultate noch ausstehen, wird in der vorliegenden Arbeit versucht, auf Grund der Beziehung zwischen Eisenverteilung und Zahnmorphologie Rückschlüsse zur Funktion des roten Zahnschmelzes zu gewinnen. Dabei beschränken sich die Beobachtungen im wesentlichen auf die Molarenregion.

MATERIAL UND METHODEN

Als Material wurden ausschliesslich Schädel von *Sorex araneus* und *Sorex coronatus* (Soricinae) verschiedenen Alters verwendet. Zum Vergleich wurden Schädel von *Crocidura russula* (Crocidurinae) aus der Gegend von Lausanne herangezogen.

Die Eisenverteilung wurde indirekt durch die Verteilung des roten Zahnschmelzes geprüft, wobei die Farbintensität Aufschluss über die Konzentration des Eisens (Halse 1972) und wohl auch über die Dicke der roten Schmelzschicht gibt. Mit Hilfe eines Rasterelektronenmikroskopes (Jeol JSM-35) wurde eisenhaltiger Schmelz durch Anätzen mit HCl nach Dötsch & v. Koenigswald (1978) lokalisiert.

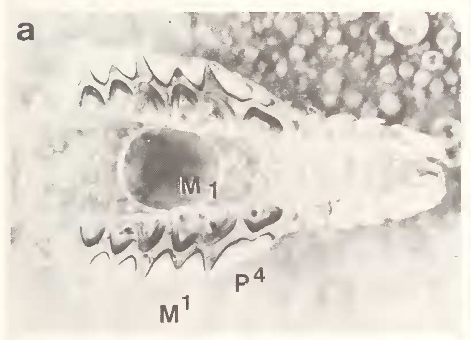
Zur Lokalisierung der eisenhaltigen Schmelzschicht in Scherkanten und Scherflächen wurden präparierte Schädel in Okklusionsstellung in Araldit eingegossen, in dünne Querscheiben zersägt und nach geologischer Technik zu Dünnschliffen von 12 µm verarbeitet.

RESULTATE

Verteilung des Eisens im Gebiss von Sorex

Aus den Abb. 1*a* und 2*b* geht hervor, dass der rote Schmelz im apikalen Bereich der Zähne liegt, wobei im Unterkiefer insbesondere labial gelegene Zahnflächen, im Oberkiefer lingual gelegene Flächen gefärbt sind. Dies gilt besonders für die Molaren. Die kegelförmigen Unikuspiden sind dagegen fast allseitig rot, jedoch nicht in allen Teilen in gleicher Intensität.

Ein Horizontalschnitt durch in Okklusionsstellung befindliche Kiefer (Abb. 2*a*) zeigt besonders anschaulich, dass im Molarenbereich die einander zugewandten Zahnfacetten pigmentiert sind.



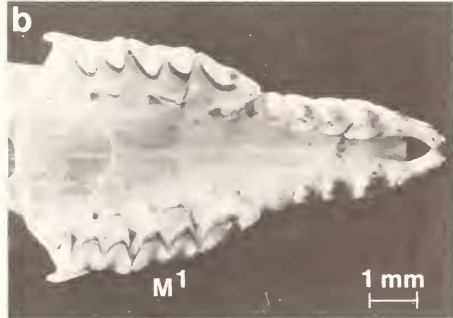


Abb. 2.

a) Schnitt parallel zur Schädelbasis durch die Molarenregion bei geschlossenem Kiefer (Okklusion) von *Sorex araneus*. Man beachte den roten Schmelz, der im Schnitt als schwarze Linie (Oberkiefer, M^1), schräg angeschnitten als dunkler Streifen (Unterkiefer M_1) auf den korrespondierenden Zahnfacetten auftritt. b) Oberkiefer als Interpretationshilfe für das Querschnittpräparat.

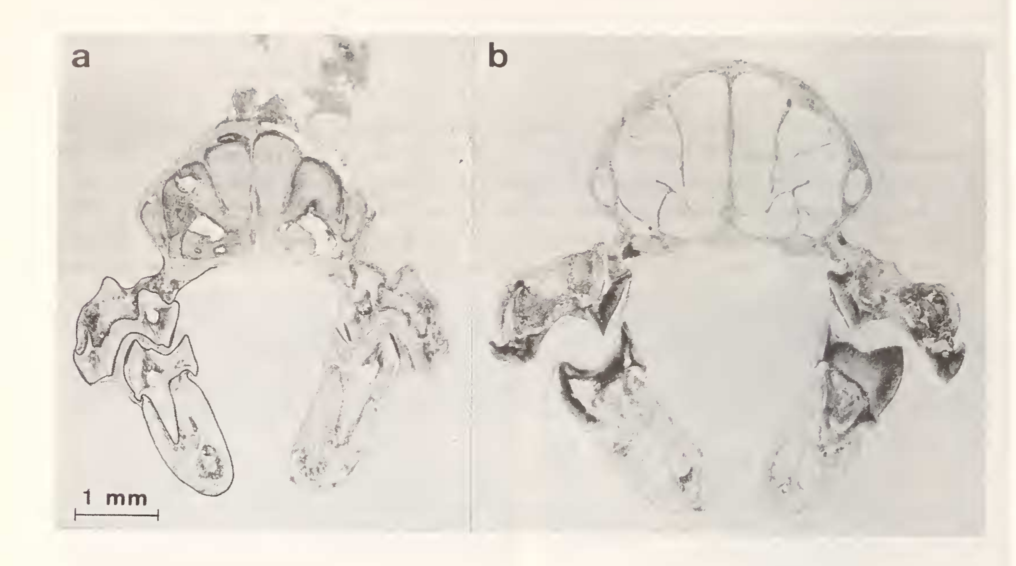


ABB. 3.

Dünnschliffe von Schädelquerschnitten auf der Höhe von M^1/M_1. a) *Sorex araneus*; auf der linken Seite wurden zur Interpretationshilfe Zahn- und Kieferumriss mit Tusche nachgezogen. b) *Crocidura russula.*

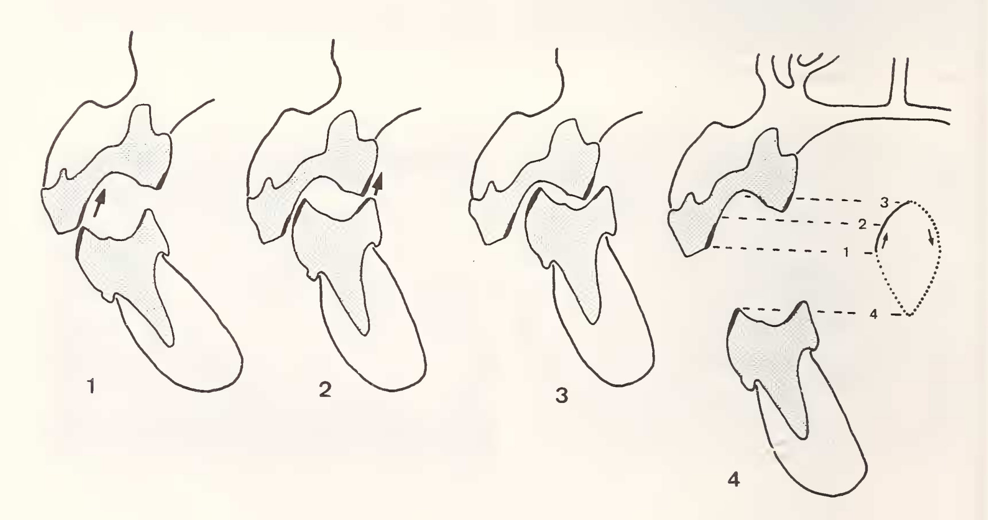


ABB. 4.

Rekonstruktion des Kauzyklus von *Sorex araneus* am Kieferquerschnitt auf der Höhe der ersten Molaren (wie Abb. 3). Phasen 1 und 2 zeigen die Scherwirkung an den äusseren und inneren Kanten, Phase 3 bei zentrischer Okklusion nach Kraftschluss der Quetschphase, punktierte Linie sowie Phase 4 hypothetische Oeffnungs- und Rückführbewegung.

Zahnschluss im Kauzyklus

Genaue Kenntnisse des Zahnschlusses im Kauzyklus sind notwendig, um die spezifische Verteilung des roten Schmelzes zu verstehen. Pernetta (1977), der sich speziell mit der Anatomie des Kauapparates der Soriciden befasst hat, beschreibt die Molarenfunktion wie folgt: " ... the cusps act as pressure points arranged in two parallel rows ". Diese Interpretation trifft bestimmt für die initiale Phase der Bearbeitung eines Nahrungsbrockens zu, vernachlässigt aber die für Säugermolaren charakteristische Feinarbeit des intensiven Durchkauens (Hiiemae 1976). Diese zweite Phase der Nahrungsbearbeitung wird, wie Mills (1966) für *Blarina brevicauda* gezeigt hat, durch die scherenartigen Schneidekanten und die antagonistischen Zahnfacetten mit Quetschfunktion ermöglicht. Sie verlangt eine sehr exakte Gebissführung und bedeutet, dass das Kauen in rechts- und linksseitigen Sequenzen erfolgt, wobei eine Sequenz sich aus einer Folge gleichseitiger Kauzyklen zusammensetzt.

Um die auftretenden lokalen Belastungen während des Kauens besser zu verstehen, habe ich Dünnschliffpräparate (Abb. 3) von Gebissen in Okklusionsstellung ("centric relation" nach Definition von Crompton & Hiiemae 1970) hergestellt. Mögliche Bewegungsphasen von Unterkieferzähnen gegen die Zähne des Oberkiefers hat Dötsch (1982) beschrieben, wobei die Autorin zur Anfertigung ihres Schemas Fotos meiner Dünnschliffe verwendet hat. Die von ihr dargestellten Positionen (Dötsch 1982: Abb. 23) wurden aus rechts- und links- seitigen Kauzyklen herausgegriffen. Der Ablauf des Kauzyklus wird dadurch nicht leicht verständlich. Es sei deshalb in Abb. 4 eine Darstellungsform gewählt, welche vier aufeinanderfolgende Positionen innerhalb eines Kauzyklus veranschaulicht. Die Rekonstruktion verdeutlicht, wie beim Durchkauen der Nahrung die Partikel zwischen den Schneidekanten abgeschert und in der Kompressionskammer gequetscht werden, wie dies Maier (1978) in einem generellen Molarenschema und Maier (1980) für das dilambdodonte Gebiss der Tupaiiformes dargestellt hat. In Wirklichkeit ist der Bewegungsablauf natürlich noch komplexer, da in unserem Schema Verschiebungen in der Längsachse nicht zum Ausdruck kommen.

Roter Schmelz, so zeigt das Schema in Abb. 4, ist auf die antagonistischen Zahnfacetten beschränkt. Hier beträgt der eisenhaltige Teil bis 50 µm Durchmesser, was 40–65% der gesamten Schmelzdicke entspricht.

Abrasionsrelief der Schneidekanten

Spezielles Interesse verdient das Studium der Schneidekanten, die der Abrasion ganz besonders unterworfen sind. Die Zahnlängsschnitte geben hierzu wiederum klar Aufschluss, wie z.B. das Dünnschliffpräparat (Abb. 5) durch M_1/M^1. Die vorstehenden Schneidekanten dieser relativ stark abgenutzten Zähne werden durch roten Schmelz gebildet.

Als Ergänzung zu den Dünnschliffen wurden polierte, mit HC1 behandelte Zahnlängsschnitte mit den Rasterelektronenmikroskop untersucht. Abb. 6 zeigt ein solches Beispiel. Die im Profil erscheinende Schneidekante wird auch hier vom eisenhaltigen Schmelz gebildet. Der darunterliegende weisse Schmelz liegt ausserhalb des Bereiches stärkster Strapazierung. Das Spitzmausgebiss ist primär vom schneidend-quetschenden Typ, die maximale Belastung (= Kraft pro Fläche) findet deshalb beim Gebissschluss von hinten nach vorn direkt auf der Schneidekante statt. Soll diese trotz Abrasion

schneideförmig erhalten bleiben, muss der Schmelz von innen nach aussen durch einen zunehmenden Resistenzgradienten gekennzeichnet sein.

Bei *Sorex* werden auch die Zahnspitzen, soweit es die Totalpräparate beurteilen lassen, von eisenhaltigem Schmelz geformt (Abb. 7*a*). Zum Vergleich zeigt Abb. 7*b* eine aus durchgehend weissem Schmelz gebildete Zahnspitze von *Crocidura russula*.



Abb. 5.

Zahnlängsschnitte (Dünnschliff) von *Sorex araneus* durch die ersten Molaren bei Okklusion (Ausschnitt aus Abb. 3, Position entspricht annähernd Phase 3 in Abb. 4). Der rote Schmelz (rS) ist auf den korrespondierenden Zahnfacetten besonders dick. Die Grenze zwischen weissem Schmelz (wS) und Dentin (D) erscheint als feine dunkle Linie. Artefakte: Dunkle Punkte auf Präparat und Einschlussmittel sind Karborundumkörner (Schleifmittel). Die gewebeähnliche Struktur zwischen den Kronen, die sich seitlich durch eine Beugungslinie vom Araldit (A) abhebt, ist Leim (L) von der Kieferbefestigung.

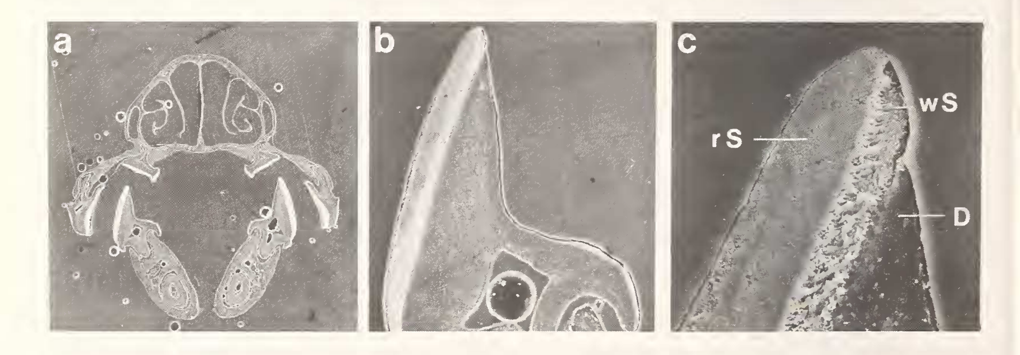


Abb. 6.

a) Schädelquerschnitt von *Sorex araneus* auf Höhe des M_1 und des eingekerbten Hinterendes des P^4 (Aufnahme bei 7 facher Vergrösserung); b) Längsschnitt durch M_1 (45 ×). c) Ausschnittsvergrösserung (250 ×) der Kante, welche durch roten Schmelz (rS) geformt wird. Weisser Schmelz (wS) und Dentin (D) liegen auf der von der Scherfläche abgewendeten Seite.

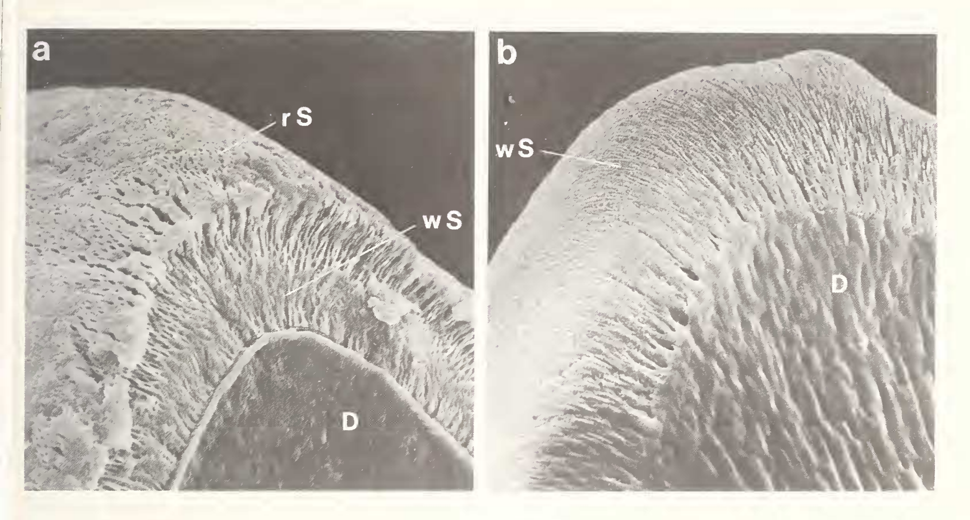


Abb. 7.

Mit HCl angeätzte Zahnspitzen juveniler Spitzmäuse, a) *Sorex coronatus* (150 ×), b) *Crocidura russula* (275 ×). Abkürzungen wie in Abb. 6. Die elektronenoptischen Aufnahmen wurden am Centre de microscopie électronique de l'Université de Lausanne ausgeführt.

DISKUSSION

Eisenhaltigen Schmelz gibt es, wie in der Einleitung erwähnt, bei vielen Wirbeltieren. Unter den Säugern sind diesbezüglich insbesondere die Rodentier untersucht worden. Hier beschränkt sich die eisenhaltige Schmelzschicht auf die Vorderseite der Inzisiven, die dadurch, je nach Dicke dieser Schicht, hellgelb bis orange gefärbt sind. Bei der Laborratte ist der rote Schmelz 10 μm dick, bei Eichhörnchen und Biber 30 μm (Halse 1974). Die Nagerinzisiven sind bekanntlich durch Dauerwachstum gekennzeichnet, das im Gleichgewicht mit der beachtlichen apikalen Abrasion steht.

Das apikale meisselförmige Profil kann dank des Härtegradienten in Schmelz und Dentin erhalten werden. Die primäre Funktion des eisenhaltigen Schmelzes dürfte hier die Resistenz gegenüber sauren Pflanzensäften sein, doch scheint eine gewisse mechanische Resistenz ebenfalls erwiesen. So schreiben Stein & Boyle (1959): "This pigment appears to harden, toughen and make acid resistant the outermost edge of rat incisor tooth", was von Selving & Halse (1975) bestätigt wird.

Unter Berücksichtigung des Nahrungsspektrums der Spitzmäuse ist der eisenhaltige Zahnschmelz kaum als Schutz gegen Säuren zu deuten. Deshalb wurde er in einer früheren Arbeit (Vogel 1980) spekulativ als mechanischer Schutz gegen Abrasion interpretiert. Ein spezieller Schutz scheint aus folgenden Gründen sinnvoll: Die Soricinae, die bis auf wenige Ausnahmen rote Zähne aufweisen, sind durch einen extrem hohen Energieumsatz gekennzeichnet (Vogel 1976). Dies führt im Vergleich zu den weisszähnigen Crocidurinae zu einem weit grösseren Nahrungskonsum und folglich zu einer kerästen Belastung der Zähne. Vergleichende Resistenzmessungen, welche eine Antwort

auf die gestellte Frage bringen könnten, sind bei Spitzmäusen aus technischen Gründen bisher gar nicht und Härtemessungen erst im weissen Schmelzbereich durchgeführt worden (Adamczewska-Andrzejewska 1966). Deshalb müssen wir eine Interpretation vorläufig auf indirekte Indizien stützen.

Die hier für *Sorex* aufgezeigte Verteilung des Eisens in den gegenseitigen Scherflächen oberer und unterer Molaren sowie das spezielle Abrasionsrelief der Scherkanten, welche aus diesen Flächen hervorgehen, lassen auf eine maximale Resistenz im roten Schmelzbereich schliessen. Durch unabhängige Untersuchungen an *Blarina* (Soricinae) kommt auch W. A. Akersten (Los Angeles) (briefl.). auf die gleiche Interpretation. Weisser Schmelz charakterisiert dagegen die mechanisch wenig beanspruchten Stellen. Die Tatsache, dass bei sehr alten *Sorex* gerade die roten Flächen wegerodiert sind, darf keineswegs als Resistenzschwäche gedeutet werden, sondern zeigt im Gegenteil, dass entsprechend dem Oekonomieprinzip die Eiseneinlagerung sich auf die wirklich strapazierten Stellen beschränkt.

Die Interpretation, dass bei Soricinae roter Schmelz resistenter ist als weisser Schmelz, darf nicht zu voreiligen Schlüssen bezüglich der Crocidurinae führen. Logischerweise müssen auch hier die Scherkanten ein schneidefähiges Profil erhalten und somit einen Härtegradienten im weissen Schmelz aufweisen. Solche Härtegradienten wurden bei vielen Säugern im einheitlich erscheinenden Schmelz nachgewiesen, so auch an der Schmelzoberfläche beim Menschen (Lobjoie 1965). Dieser Effekt wird hier durch differenzierte Anordnung der Schmelzprismen erreicht. Unterschiedliche, komplexe Schmelzprismenmuster sind insbesondere bei Nagern nachgewiesen (v. Koenigswald 1980). Von besonderem Interesse für die Diskussion ist der Einbezug der palaeontologischen Befunde. Die primitivsten Soriciden (z.B. viele Heterosoricinae) waren laut Repenning (1967) durch roten Schmelz gekennzeichnet. Weisszähnige Taxa unter den fossilen Limnoecinae und die rezenten Crocidurinae haben den eisenhaltigen Schmelz sekundar verloren. Hierzu gibt es theoretisch zwei Erklärungsmöglichkeiten:

1) Ein Verlust des Eisens könnte dann eintreten, wenn der rote Zahnschmelz im Verlaufe der Evolution durch einen widerstandsfähigeren weissen Schmelz ersetzt worden wäre, was über Aenderungen in der Zusammensetzung und der Struktur erreicht werden könnte. Eine solche Interpretation der Crociduren-Situation kann *a priori* nicht ausgeschlossen werden.

2) Ein Verlust des Eisens könnte als Einsparung bei fehlender Notwendigkeit eintreten, wobei eine Verminderung der Schmelzresistenz keinen Nachteil mit sich bringen darf. Innerhalb der Soricinae weist unterschiedlich intensive Schmelzfärbung auf unterschiedlichen Eisengehalt. So haben Vertreter der Gattung *Neomys* mit ihren hellroten Zahnspitzen offenbar weniger Eisen im Schmelz eingelagert als Vertreter der Gattung *Sorex*. Als extreme Formen erweisen sich hier die praktisch weisszähnigen *Chimarrogale* und *Nectogale*, bei denen sich mit Hilfe von UV-Licht die Schmelzpigmentierung noch nachweisen lässt (Repenning 1967). Diese Wasserformen ernähren sich in weit extremerer Weise als unsere europäischen Wasserspitzmäuse *(Neomys)* ausschliesslich von wasserbewohnenden Invertebraten und Vertebraten, die weniger abrasiv sein dürften als terrestrische Beutetiere.

Von besonderem Interesse ist *Notiosorex crawfordi*. Das Zahnpigment ist bei ihr nur sehr schwach ausgebildet. Weiterhin hat diese Spitzmaus nach Lindstedt (1980) einen sekundär erniedrigten Energieumsatz, der durchaus mit dem von *Crocidura* vergleichbar ist (Vogel 1976). Damit wird *Notiosorex* zum Modellfall für eine mögliche Interpretation der *Crocidura*-Situation (weisse Zähne).

Wenn die hier vorgelegten Argumente eher für die zweite Hypothese sprechen (Eisenverlust aus Oekonomiegründen), so werden doch erst vergleichende Resistenzmessungen zwischen *Sorex*- und *Crocidura*-Schmelz eine definitive Antwort geben können.

Zusammenfassung

Zur Deutung der Funktion des roten, eisenhaltigen Schmelzes der Soricinae wird dessen Lokalisierung bei der Gattung *Sorex* untersucht. Mit HCl behandelte Querschnittpräparate sowie Dünnschliffe durch Kiefer in Okklusionsstellung zeigen, dass antagonistische Zahnfacetten (in Oberkieferzähnen lingual gelegene, in Unterkieferzähnen labial gelegene Flächen) aus rotem Schmelz gebildet sind. Dieser formt die mechanisch am stärksten belasteten Scherkanten. Es geht daraus hervor, dass bei den Soricinae der rote Schmelz resistenter sein muss als der weisse Schmelz. Zwei alternative Hypothesen zum Eisenverlust der weisszähnigen Soricidae werden diskutiert.

Dank

Dank gebührt für technische Hilfe betreffend Dünnschliffe: R. Ansermoz (Institut de minéralogie); Querschnitte: G. Burri (Laboratoire micro-sonde); Präparat aus Abb. 2*b*: Yutta Krieger und Susanne Wirth, REM-Aufnahmen: F. Ardizzoni (Centre de microscopie électronique de l'Université de Lausanne); Photographie: J. Challandes. Fruchtbare Diskussionen verdanke ich Chr. Dötsch (Bonn) und A. Akersten (Los Angeles) sowie den Kollegen C. A. Baud (Genf), W. Maier (Frankfurt a.M.) und S. Steinemann (Lausanne).

LITERATURVERZEICHNIS

Adamczewska-Andrzejewska, K. A. 1966. Variations in the hardness of the teeth of *Sorex araneus* Linnaeus, 1758. *Acta theriol.* 11: 55-69.

Crompton, A.W. und K. Hiiemae 1970. Molar occlusion and mandibular movements during occlusion in the American opossum, *Didelphis marsupialis* L. *J. Linn. Soc. Zool.* 49: 21-47.

Dötsch. C. 1982. Der Kauapparat der Soricidae (Mammalia, Insectivora). Funktionsmorphologische Untersuchungen zur Kaufunktion bei Spitzmäusen der Gattungen *Sorex* Linnaeus, *Neomys* Kaup und *Crocidura* Wagler. *Zool. Jb. Anat.* 108: 421-484.

Dötsch, C. und W. v. Koenigswald. 1978. Zur Rotfärbung von Soricidenzähnen. Z. *Säugetierkde* 43: 65-70.

Halse, A. 1972. Location and first appearance of rat incisor pigmentation. *Scand. J. dent. Res.* 80: 428-433.

— 1974. Electron microprobe analysis of iron content of incisor enamel in some species of Rodentia. *Archs. oral Biol.* 49: 7-11.

Hiiemae, K. 1976. Masticatory movements in primitive mammals. In: "Mastication" (Anderson, D. J., und B. Matthews, eds.) pp. 105-118. *Wright and Sons, Bristol.*

Koenigswald, W. v. 1980. Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.* 539: 1-129.

Lindstedt, S. L. 1980. Energetics and water economy of the smallest desert mammal. *Physiol. Zool.* 53: 82-97.

LOBJOIE, P. D. 1965. Etude biophysique des couches superficielles de l'émail dentaire humain. *Thèse N° 232, Fac. méd. Univ. Genève.* pp. 32.

LUNT, D. A. und H. W. NOBLE. 1975. Nature of pigment in teeth of pigmy shrew *Sorex minutus. J. dent. Res.* 54: 1087.

MAIER, W. 1978. Die Evolution der tribosphenischen Säugetiermolaren. *Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg, Sonderbd.* 3: 41-60.

MAIER, W. 1980. Konstruktionsmorphologische Untersuchungen am Gebiss der hominoïden Primaten. *Z. Morph. Anthrop.* 72: 127-169.

MILES, A. E. W. 1963. Pigmented enamel. *Proc. R. Soc. Med.* 56; 32-34.

MILLS, J. R. E. 1966. The functional occlusion of the teeth of Insectivora. *J. Linn. Soc. Zool.* 47: 1-25.

PERNETTA, J. C. 1977. Anatomical and behavioural specialisations of shrews in relation to their diet. *Can. J. Zool.* 55: 1442-1453.

REPENNING, C. H. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae. *Geol. Surv. Prof. Pap.* 565: 1-74.

SCHMIDT, W. J. 1958. Natürliche Färbung von Reptilien- und Fischzähnen durch Eisenoxyd. *Zool. Anz.* 161: 168-178.

— 1966. Eisenoxydfärbung der Zahnplatten des *Protopterus annectens. Zool. Anz.* 177: 111-116.

SCHMIDT, W. J. 1958. Natürliche Färbung von Reptilien- und Fischzähnen durch *Eisenoxyd. Zool. Anz.* 161: 168-178.

— 1969. Die Schmelznatur der eisenoxydhaltigen Kappe auf Teleostier-Zähnen. *Z. Zellforsch.* 93: 447-450.

SELVIG, K. und A. HALSE. 1975. The ultrastructural localisation of iron in rat incisor enamel. *Scand. J. Dent. Res.* 83: 88-95.

STEIN, G. und P. E. BOYLE. 1959. Pigmentation of the enamel of albino rat incisor teeth. *Archs. oral Biol.* 1: 97-105.

VOGEL, P. 1976. Energy consumption of European and African shrews. *Acta theriol.* 21: 195-206.

— 1980. Metabolic levels and biological strategies in shrews. In: SCHMIDT-NIELSEN, K. *et al.* (Edit.) Comparative Physiology: Primitive mammals. *Cambridge Univ. Press. London :* 170-180.